



УДК 582.26/.27(262.5)

Л. В. Стельмах, канд. биол. наук, ст. н. с., Е. А. Куфтаркова, канд. геогр. наук, ст. н. с., И. И. Бабич, вед. инж.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

СКОРОСТЬ РОСТА ФИТОПЛАНКТОНА И ЕГО ПОТРЕБЛЕНИЕ МИКРОЗООПЛАНКТОНОМ В ПЕРИОД ОСЕННЕГО «ЦВЕТЕНИЯ» *EMILIANA HUXLEYI* В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ

Для поверхностных вод западной части Чёрного моря в октябре – ноябре 2010 г. в период проведения 67-й и 68-й научных экспедиций на НИС “Профессор Водяницкий” выявлена большая пространственная изменчивость удельной скорости роста фитопланктона и удельной скорости его потребления микрозоопланктоном, связанная, прежде всего, с неоднородной таксономической структурой фитопланктона. В поверхностных водах было зарегистрировано осеннее “цветение” кокколитофориды *Emiliana huxleyi*. Слабое выедание фитопланктона микрозоопланктоном явилось одной из основных причин возникновения этого явления.

Ключевые слова: фитопланктон, удельная скорость роста, скорость выедания, хлорофилл *a*, биогенные вещества, Чёрное море

На обширных акваториях различных районов Мирового океана, включая Чёрное море, в последние годы часто регистрируют массовое развитие кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (Lohmann) Nau & Mohler 1967 [6, 10, 14, 20, 21, 22, 25]. Принято считать, что численность этого вида, достигшая 1 млн. кл. л⁻¹, соответствует уровню “цветения”, так как уже при такой численности *E. huxleyi* изменяются оптические свойства воды и спутниковый сканер регистрирует так называемую “белую воду” [14, 25]. Причины этого явления до сих пор окончательно не выяснены. Среди факторов, контролирующих интенсивное развитие этого вида водорослей, выделяют не только свет, температуру и биогенные вещества, но и биотические взаимоотношения в планктоне. Так, результаты, полученные в Беринговом море в июле – августе 1999 г. [21], показали, что в зоне “цветения” *E. huxleyi* удельная скорость выедания фитопланктона микрозоопланктоном была в среднем в 3 раза ниже, чем удельная скорость роста водорослей. Редуцированная скорость выедания фитопланктона микрозоопланктоном, по мнению авторов, явилась ключевым фактором в развитии летнего “цветения” *E. huxleyi*.

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы исследовать пространственную изменчивость удельной скорости роста фитопланктона, а также скорости его потребления микрозоопланктоном в

поверхностных водах западной части Чёрного моря в осенний период и оценить роль этих факторов в развитии осеннего “цветения” *E. huxleyi*.

Материал и методы. В основу работы положены материалы исследований, выполненных в поверхностных водах прибрежных и глубоководных районов западной части Чёрного моря в 67-й и 68-й научной экспедиции на НИС “Профессор Водяницкий” с 10 октября по 12 ноября 2010 г. (рис. 1).

Пробы воды объемом 12 – 15 л отбирали с поверхности моря в светлое время суток для определения суммарной концентрации хлорофилла *a* в планктоне, удельной скорости роста фитопланктона, удельной скорости его потребления микрозоопланктоном, видового состава и биомассы нано- и микрофитопланктона, а также концентрации биогенных веществ (нитратов, аммония, фосфатов и кремния).

Для удаления мезозoopланктона пробы воды пропускали через нейлоновое сито с диаметром ячеек 200 мкм. Определение удельной скорости роста фитопланктона и удельной скорости его потребления микрозоопланктоном осуществляли с помощью метода разведения проб [19], который в последние 10 – 15 лет широко используется для изучения процессов роста фитопланктона и его выедания микрозоопланктоном.

Рис. 1 Карта станций в западной части Чёрного моря, выполненных в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.

Fig. 1 Map of stations in western part of the Black Sea in October (a) and November (b) 2010

Основные допущения, связанные с применением этого метода и детальная схема экспериментов описана нами ранее [9]. Удельную скорость роста фитопланктона рассчитывали по суточному приросту концентрации хлорофилла *a* в экспериментальных сосудах, в которых находились пробы микропланктона с различным коэффициентом разведения (1.0, 0.8, 0.6, 0.4, 0.2, 0.1).

После суточной экспозиции проб в палубном инкубаторе проточного типа микропланктон осаждали на мембранные фильтры Сынпор с диаметром пор 0.45 мкм. Фильтры помещали в раствор 90 % ацетона. Экстрагирование пигментов осуществлялось в течение 12 ч при температуре 8°C. Концентрацию хлорофилла *a* определяли флуориметрическим методом [13].

В экспериментах для каждого из шести разведений были выполнены расчёты удельной скорости роста фитопланктона, называемой условно в англоязычной литературе видимой скоростью роста (μ_v):

$$\mu_v = \ln(X_{Л1}/X_{Л0}), \quad (1)$$

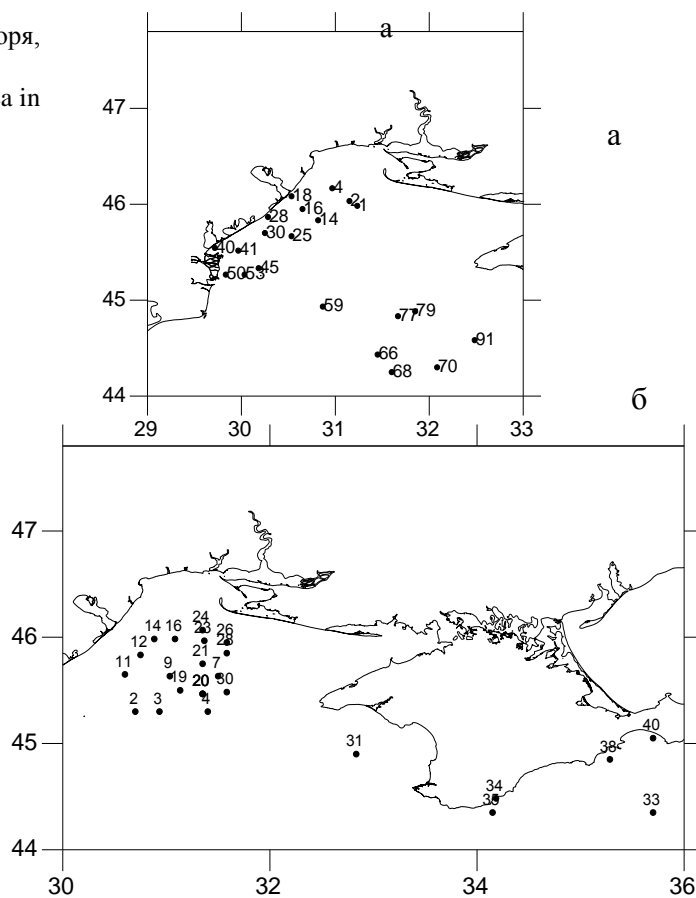
где $X_{Л0}$ – исходная концентрация хлорофилла *a*, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, $X_{Л1}$ – содержание хлорофилла через сутки.

На основе полученных значений для каждого из выполненных экспериментов были рассчитаны уравнения линейной регрессии, отражающие зависимость μ_v от коэффициента разведения проб (КР):

$$\mu_v = -g \cdot \text{КР} + \mu, \quad (2)$$

где μ – “истинная” удельная скорость роста фитопланктона, g – удельная скорость выедания фитопланктона микрозоопланктоном. Коэффициент детерминации (R^2) для этих зависимостей, отражающий степень их достоверности, был в диапазоне от 0.70 до 0.95. Стандартная ошибка для коэффициентов уравнения не превышала 20 %.

Для определения видов водорослей, относящихся к нано- и микрофитопланктону, пробы воды объёмом 2 – 3 л сгущали в воронке обратной фильтрации на нуклеопоровых фильтрах с диаметром пор 1 мкм [7]. Пробы фиксировали 1 % нейтра-



лизованном формалином и хранили в темноте при температуре 15 – 18°C в течение 7 – 30 дней до начала обработки. Идентификацию видов водорослей, определение их численности и линейных размеров осуществляли в капле объёмом 0.1 мл в 3-х повторностях под световым микроскопом ZEISS Primo Star.

Содержание нитратов измеряли путём восстановления их до нитритов омедненным кадмием с последующим определением единым “цветным реактивом”, аммония – по Гроссгофу-Юхансену, фосфатов – по Морфи и Райли и силикатов – по голубому кремнемолибденовому комплексу [2].

Суммарную за день солнечную радиацию рассчитывали на основе ее измерений каждый час в течение светлого времени суток с помощью люксметра Ю-116. Переходный коэффициент от освещенности в люксах к интенсивности солнечной радиации (ФАР) составлял $10^4 = 200 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ [4].

Результаты. В поверхностных водах западной части Чёрного моря в октябре 2010 г. наблюдалась существенная неоднородность в распределении биомассы фитопланктона (рис. 2, I).

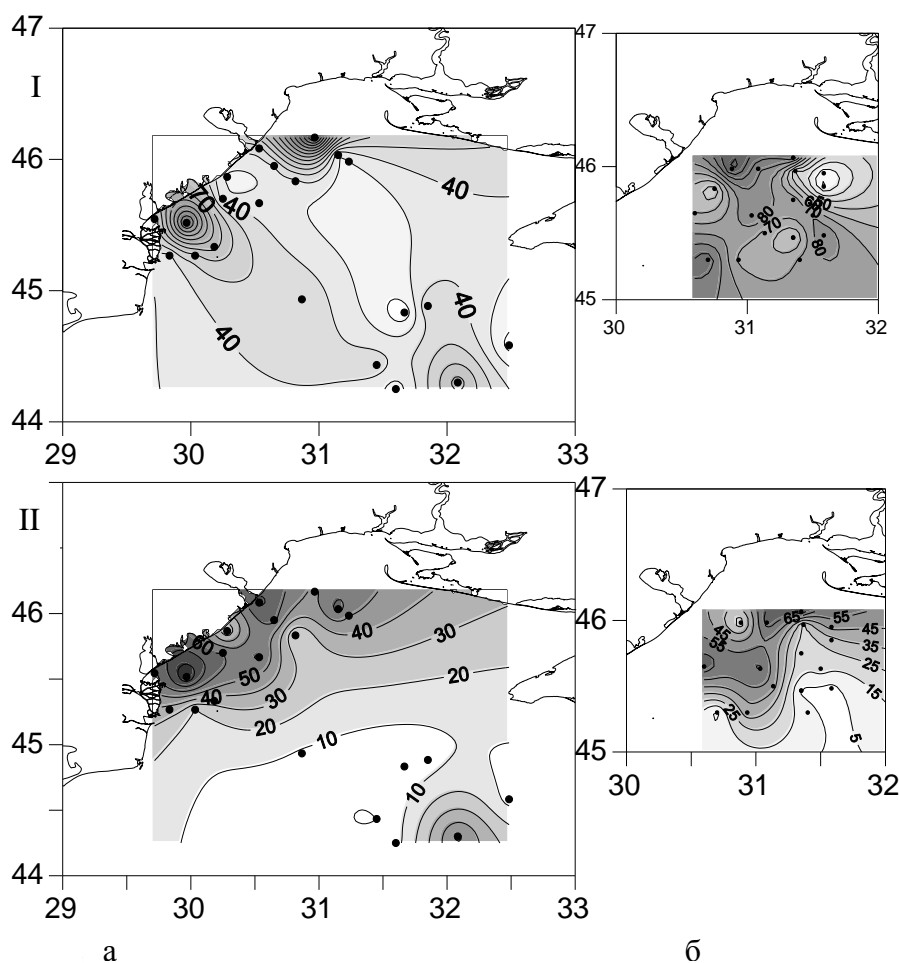


Рис. 2 Пространственная изменчивость суммарной биомассы фитопланктона (I, $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}$) и относительной доли диатомовых водорослей в его суммарной биомассе (II, %) в поверхностном слое западной части Чёрного моря в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.
Fig. 2 The spatial variability of total phytoplankton biomass (I, $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}$) and share of diatoms in its total biomass (II, day^{-1}) in the surface layer of the western Black Sea in October (a) and November (b) 2010

Максимальные значения этого показателя ($70 - 120 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-3}$) были отмечены в прибрежных водах около устья р. Дунай и у входа в Днестровский лиман. На остальной части исследованной акватории биомасса фитопланктона была приблизительно в два – три раза ниже. В зонах максимальных биомасс доминировали диатомовые водоросли, такие, как *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl., *Proboscia alata* (Brightw.) Sundström, *Thalassionema nitzschioides* Grun., *Thalassiosira excentrica* Ehrenberg (Cleve), *Cylindroteca closterium* (Ehr.) Reim & Lewin, *Chaetoceros affinis* Laud., *Chaetoceros socialis* Laud. Их доля в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона составляла от 50 до 90 % (рис. 2, II). На большей части полигона удельная биомасса диатомовых водорослей была существенно ниже 40 % от ее суммарной величины. Здесь преобладали, прежде всего,

динофитовые водоросли преимущественно родов *Prorocentrum* и *Gymnodinium*, а также кокколитофориды, среди которых доминировала *E. huxleyi*.

В этих условиях удельная скорость роста фитопланктона на исследованной акватории различалась на порядок: от 0.20 до 2.47 сут^{-1} (рис. 3, I). Максимальные значения ($2.23 - 2.47 \text{ сут}^{-1}$) отмечены у входа в Днестровский лиман и на некотором расстоянии от него в точке с координатами 45.50° с. ш. и 30.50° в. д., где основную биомассу фитопланктона (более 50 %) создавали мелкие формы диатомовых водорослей, относящиеся к роду *Chaetoceros* и *S. costatum*. В центре северо-западной части моря и в глубоководных районах, где преобладали динофитовые виды водорослей, удельная скорость роста снижалась до $0.20 - 0.40 \text{ сут}^{-1}$.

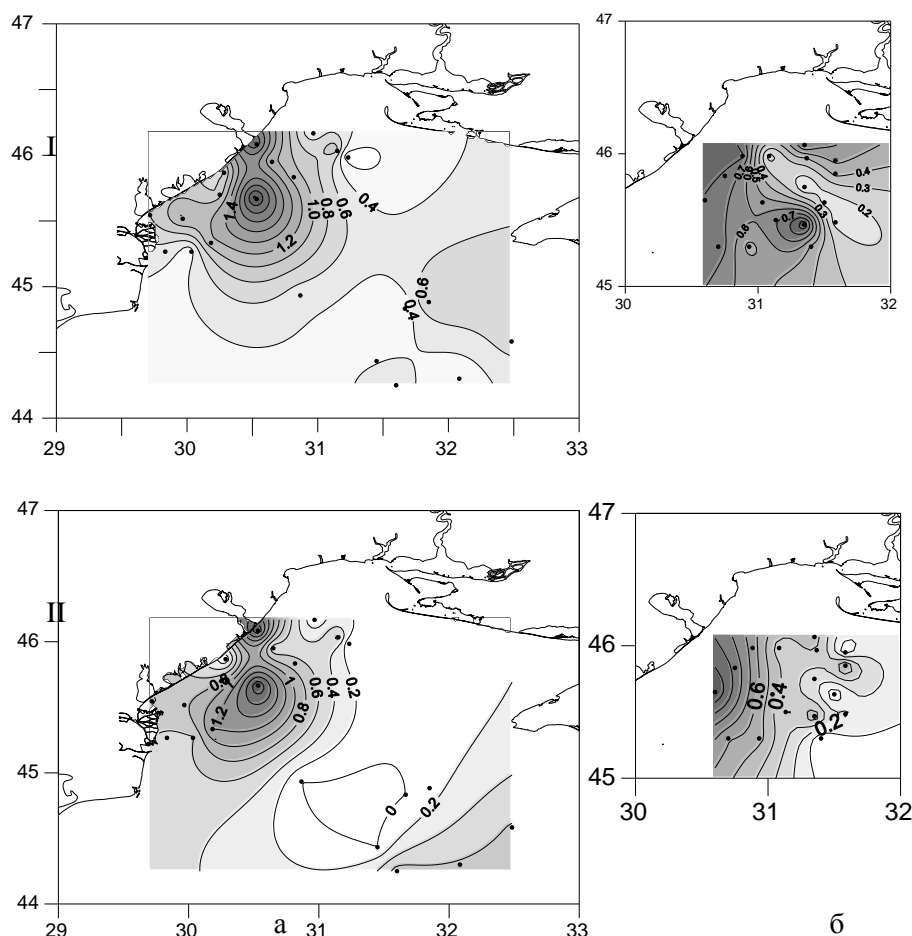


Рис. 3 Пространственная изменчивость удельной скорости роста фитопланктона (I, сут⁻¹) и удельной скорости его потребления мик-розоопланктоном (II, сут⁻¹) в поверхностном слое западной части Чёрного моря в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.

Fig. 3 The spatial variability of specific growth rate of phyto-plankton (I, day⁻¹) and microzooplankton grazing (II, day⁻¹) in the surface layer of the western Black Sea in October (a) and November (b) 2010

Удельная скорость потребления фитопланктона микрозоопланктоном в октябре изменялась от 0 до 2.00 сут⁻¹ (рис. 3, II). Ее максимальные величины чаще всего пространственно совпадали с максимальными значениями удельной скорости роста фитопланктона, в зонах, где преобладали диатомовые водоросли. Минимальные значения микрозоопланктонного выедания получены в центральной части исследуемой акватории, где отмечен наименьший вклад диатомовых водорослей в суммарную биомассу фитопланктона, и также пространственно совпадали с минимальными величинами удельной скорости роста водорослей.

В начале ноября 2010 г. исследования выполнялись на сетке станций, которая была по площади существенно меньше, чем в октябре и располагалась преимущественно в мелководной северо-западной части на некотором

удалении от стока рек. В этой области по сравнению с октябрём суммарная биомасса фитопланктона была приблизительно в полтора раза выше (рис. 2, I). Доля диатомовых изменялась здесь преимущественно от 5 до 45 % от суммарной биомассы нано- и микрофитопланктона, а остальную биомассу фитопланктона создавали динофитовые водоросли, а также кокколитофориды. И только в локальных зонах в западной и северной частях полигона этот показатель был выше 55 % (рис. 2, II).

Удельная скорость роста фитопланктона в ноябре была в целом ниже, чем в октябре (рис. 3, I). Максимальные значения этого показателя (0.70 – 0.77 сут⁻¹) наблюдались в зоне, которая находилась на минимальном расстоянии от Днестровского лимана, где от 40 до 65 % биомассы фитопланктона создавали

диатомовые водоросли. Среди них преобладал один крупный вид *Ditylum brightwellii*. Его вклад достигал 80 % от суммарной биомассы этой группы водорослей. По мере удаления от берега и стока рек доля диатомовых водорослей уменьшалась, а доля динофитовых увеличивалась. При этом удельная скорость роста суммарного фитопланктона снижалась до минимальных величин ($0.1 - 0.3 \text{ сут}^{-1}$).

Удельная скорость выедания фитопланктона микрозоопланктоном в ноябре изменялась от 0 до 1.10 сут^{-1} (рис. 3, II). Максимальные значения этого показателя были отмечены в западной части полигона, где по био-

массе преобладали диатомовые водоросли. Минимальные величины ($0 - 0,2 \text{ сут}^{-1}$) наблюдались на юго-востоке района работ, где доля диатомовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона сократилась до 5 – 15 %.

Основным фактором, определявшим пространственную изменчивость удельной скорости роста фитопланктона в октябре 2010 г., была его таксономическая структура. Об этом может свидетельствовать регрессионная зависимость между удельной скоростью роста и относительной долей диатомовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона (рис. 4, а).

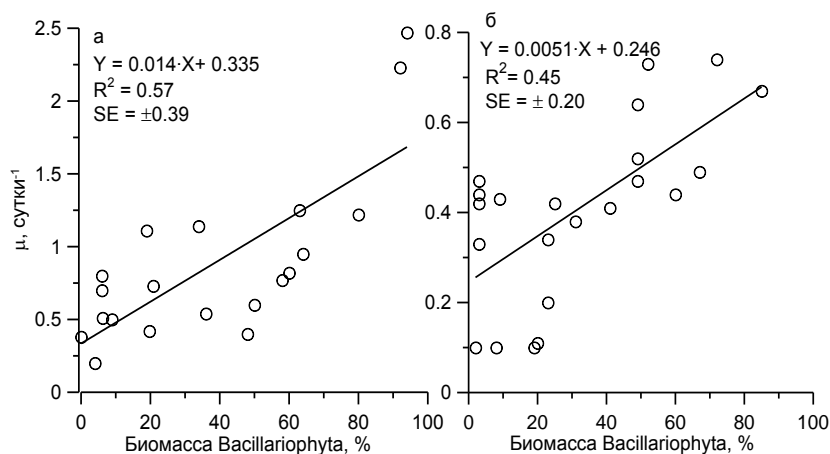


Рис. 4 Зависимость удельной скорости роста фитопланктона от относительной биомассы диатомовых водорослей в фитопланктоне поверхностных вод западной части Чёрного моря в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.

Fig. 4 The dependence of phytoplankton growth rate from relative biomass of Bacillariophyta in phytoplankton of surface waters of the western Black Sea in October (a) and November (b) 2010

Видно, что достоверность аппроксимации удельной скорости роста с помощью этой зависимости составила 57 %. Использование метода множественной регрессии показало, что на рост фитопланктона существенное влияние оказывало также содержание кремния в воде, которое изменялось по акватории от 0.59 до 6.7 мкМ:

$$\mu = 0.008 \cdot B_{\text{диат.}} \cdot \ln(\text{Si}) + 0.488, R^2 = 0.66, SE = \pm 0.36, p = 0.05, \quad (3)$$

где $B_{\text{диат.}}$ – биомасса диатомовых водорослей, % от суммарной биомассы фитопланктона, Si – концентрация кремния в воде, мкМ, SE – стандартная ошибка уравнения регрессии. Из уравнения (3) видно, что при использовании двух факторов ($B_{\text{диат.}}$ и Si), влияющих на удельную

скорость роста фитопланктона, достоверность ее аппроксимации с помощью данной зависимости возросла до 66 %. Стандартная ошибка для коэффициентов уравнения не превышала 15 %, а значения t-критерия Стьюдента для этих коэффициентов были выше критических величин. Критерий Фишера (F-критерий) для уравнения регрессии был в 7 раз выше критического значения.

Количественная связь между удельной скоростью роста водорослей и относительной биомассой диатомовых видов получена и для ноября (рис. 4, б). Стандартная ошибка коэффициентов уравнения составляла не более 20 %. Критерий Фишера, рассчитанный при уровне значимости $p = 0.003$, был в 2.5 раза

выше, чем его критическое значение. Все это свидетельствует о достоверности полученного уравнения линейной регрессии. Достоверность аппроксимации удельной скорости роста фитопланктона с помощью данного уравнения для ноября на 12 % ниже, чем для октября.

В западных районах Чёрного моря в октябре и ноябре 2010 г. наблюдалось интенсивное развитие кокколитофориды *E. huxleyi* (рис. 5, I).

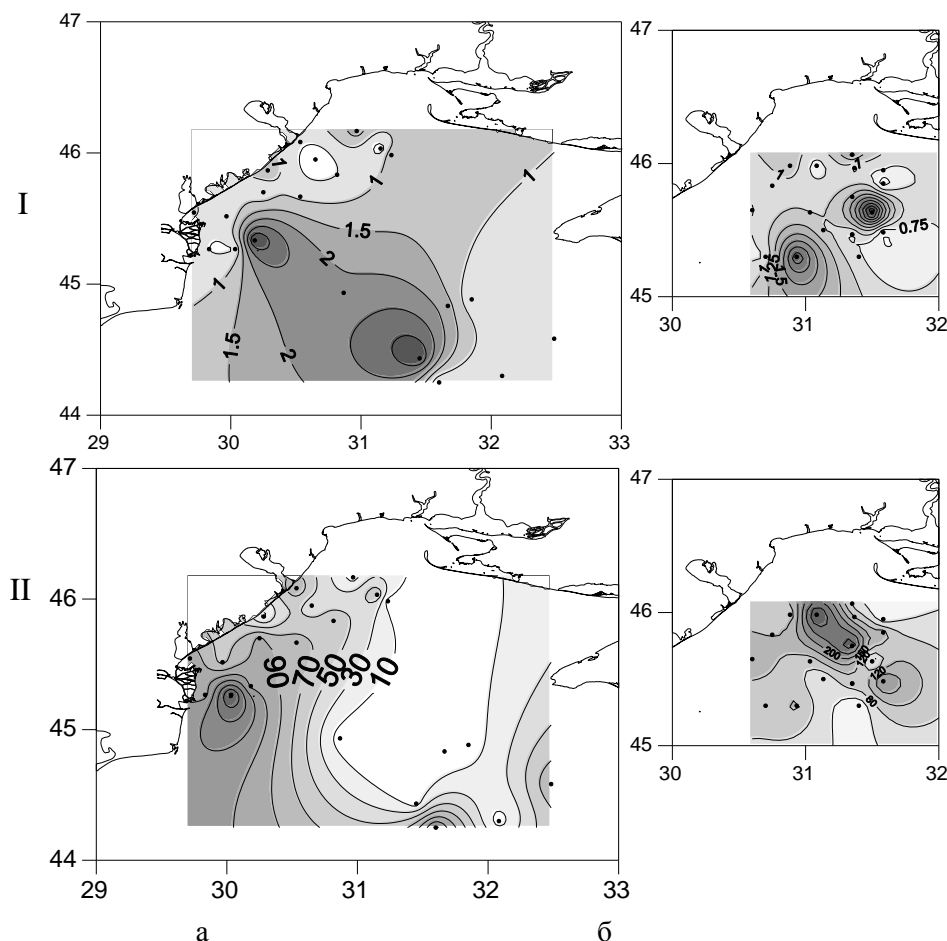


Рис. 5 Пространственная изменчивость численности *E. huxleyi* (I, млн. кл·л⁻¹), а также соотношения между удельным потреблением фитопланктона микрзоопланктоном и удельным ростом фитопланктона (g/μ, %) в поверхностном слое западной части Чёрного моря в октябре (а) и ноябре (б) 2010 г.

Fig. 5 The spatial variability of *E. huxleyi* (mln. cells·l⁻¹) and ratio between microzooplankton grazing and phytoplankton growth rate (g/μ, %) in the surface layer of the western Black Sea in October (a) and November (b) 2010

В октябре на большей части исследованной акватории ее численность в поверхностном слое находилась в диапазоне от 1.0 до 3.6 млн. кл · л⁻¹. В начале ноября исследованный полигон по площади был существенно меньше октябрьского, но пространственно практически совпадал с его центральной частью. Если сравнить эти сходные по пространственному положению акватории (между 30°

40' – 32° в. д. и 45 – 46° с. ш.), то можно заметить, что в ноябре площадь зоны, где численность *E. huxleyi* была выше 1 млн. кл · л⁻¹, существенно сократилась по сравнению с октябрём.

Важной характеристикой функционального состояния микропланктона является соотношение между удельной скоростью потребления фитопланктона микрзоопланкто-

ном (g) и удельной скоростью роста фитопланктона (μ). Его величина, выраженная в процентах, в октябре 2010 г. на большей части района работ была в диапазоне от 0 до 80 % (рис. 5 II). Причем, в центральной части района, который пространственно совпадал с ноябрьским полигоном, соотношение g/μ было в основном в диапазоне от 0 до 30 %. В ноябре это соотношение здесь увеличилось до 80 – 220 %. Следовательно, в октябре на отмеченной акватории удельный рост фитопланктона был существенно выше его выедания микрозоопланктоном. Тогда как в ноябре чаще наблюдалась обратная картина.

Для ноября получена количественная связь между численностью *E. huxleyi* в планктоне и удельной скоростью потребления суммарного фитопланктона микрозоопланктоном (рис. 6). Видно, что при минимальной численности этой кокколитофориды скорость потреб-

ления фитопланктона микрозоопланктоном максимальна. По мере увеличения количества *E. huxleyi* процесс выедания ослабевал. При максимальной численности этой кокколитофориды микрозоопланктонное выедание в некоторых случаях снижалось до нуля. Расчеты, выполненные с помощью программы SigmaPlot 2001 (для Windows), показали, что представленное на рис. 6 уравнение и его коэффициенты статистически значимы. Так стандартная ошибка коэффициентов уравнения не превышала 20 %. Значения t-критерия Стьюдента для них были выше критических величин при $p \leq 0.0001$. Значение F-критерия Фишера для уравнения регрессии составившее 22/80 (при $p = 0.0001$), в несколько раз превышает критическое значение. Коэффициент детерминации (R^2) для полученного уравнения составил 0.52.

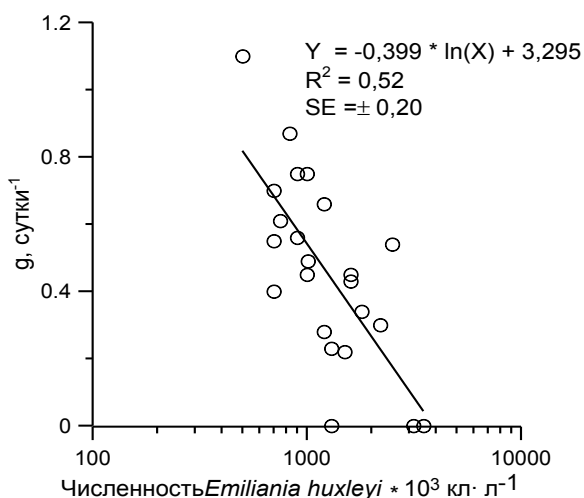


Рис. 6 Зависимость удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном от численности *Emiliana huxleyi* в поверхностном слое западной части Чёрного моря в ноябре 2010 г.

Fig. 6 The dependence of microzooplankton grazing of phytoplankton from *Emiliana huxleyi* abundance in the surface layer of the western Black Sea in November 2010

Обсуждение результатов. Обзор многочисленных исследований, представленный в [15, 16], свидетельствует о том, что в пелагиали прибрежных и глубоководных районов Мирового океана микрозоопланктон потребляет 60 – 70 % годовой первичной продукции. В соответствии с [16], микрозоопланктон – это гетеротрофные организмы с линейными размерами от 20 до 200 мкм, которые включают многих простейших (инфузорий, динофлагеллят, фо-

раменифер), науплиальные стадии копепод и некоторые копеподиты, а также меропланктонные личинки. Считают, что гетеротрофные динофлагеллята, как правило, являются основным компонентом морского микрозоопланктона. Независимо от трофности вод, они составляют в среднем 63 – 65 % от общей биомассы микрозоопланктона [14].

Соотношение между ростом фитопланктона и его потреблением микрозоопланк-

тоном в значительной мере определяет пространственную и временную изменчивость численности и биомассы фитопланктона. При прочих равных условиях увеличение численности и биомассы планктонных водорослей и развитие “цветений” может наблюдаться только в тех случаях, когда удельная скорость роста водорослей существенно превышает скорость их потребления зоопланктоном.

В последние годы в Чёрном море численность *E. huxleyi* достигала уровня “цветения” чаще всего летом, в июне – июле [6, 10, 20]. В это время интенсивность солнечной радиации обычно близка к максимальным величинам ($40 - 50 \text{ Э} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$), а температура воды в верхнем квазиоднородном слое (ВКС) составляет около $20 \text{ }^{\circ}\text{C}$ и более. Было высказано предположение о том, что высокие значения интенсивности солнечной радиации и температуры воды могут выполнять роль ключевых факторов в процессе формирования летнего “цветения” *E. huxleyi*. Вместе с тем, в 2010 г. это явление было зарегистрировано нами в западной части моря осенью (в октябре – нояб-

ре), когда интенсивность солнечной радиации снизилась в 2–3 раза по сравнению с летними значениями, и не превышала $25 \text{ Э} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$, а температура воды в ВКС была на 5–10 градусов ниже летней. Логично предположить, что интенсивное осеннее развитие данной кокколитофориды контролировалось не только абиотическими факторами, но и биотическими. Следует отметить, что для развития “цветения” *E. huxleyi* в Чёрном море не всегда необходимы высокие значения солнечной радиации и температуры воды. Как отмечает Морозова-Водяницкая Н. В. [3], в апреле 1952 г. весеннее “цветение” этого вида наблюдалось в глубоководной и мелководной частях моря. Автор подчеркивает, что численность *Pontosphaera huxleyi* (*E. huxleyi*) в некоторых участках моря достигала миллиона клеток в литре и более.

Для того чтобы оценить условия, при которых наблюдалось осеннее “цветение” *E. huxleyi*, все результаты, полученные в октябре и ноябре 2010 г., условно разделили на четыре группы (табл. 1).

Табл. 1 Отношение удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном к удельной скорости роста фитопланктона ($\text{г}/\mu$), концентрация биогенных веществ и удельная биомасса основных таксономических групп фитопланктона в поверхностных водах западной части Чёрного моря в октябре и ноябре 2010 г.

Tabl. 1 Ratio between microzooplankton grazing and phytoplankton growth rate ($\text{г}/\mu$), the concentration of nutrients and biomass of main taxonomic groups of phytoplankton in the surface waters of the Black Sea in October and November 2010

$\text{г}/\mu$, %	N-NO ₃ , мкМ	N-NH ₄ , мкМ	P-PO ₄ , мкМ	Si, мкМ	В _{диат.} , %	В _{дин.} , %	В _{примн.} , %
Октябрь 2010 г.							
1) численность <i>E. huxleyi</i> = 0.53 ± 0.20 млн. кл. $\cdot \text{л}^{-1}$, n = 11							
90 ± 41 (10–200)	1.08 ± 0.70 (0.43–2.53)	0.61 ± 0.42 (0.13–0.39)	0.35 ± 0.31 (0.09–0.70)	3.04 ± 2.16 (0.59–6.67)	41 ± 28 (6–90)	41 ± 30 (1–84)	16 ± 9 (2–32)
2) численность <i>E. huxleyi</i> = 2.17 ± 1.00 млн. кл. $\cdot \text{л}^{-1}$, n = 9							
9 ± 14 (0–30)	0.54 ± 0.65 (0.16–2.01)	0.60 ± 0.43 (0.25–1.30)	0.22 ± 0.16 (0.06–0.47)	2.08 ± 1.89 (0.59–5.98)	29 ± 24 (4–58)	36 ± 27 (1–70)	33 ± 21 (2–58)
Ноябрь 2010 г.							
3) численность <i>E. huxleyi</i> = 2.06 ± 0.83 млн. кл. $\cdot \text{л}^{-1}$, n = 9							
110 ± 82 (0–300)	0.12 ± 0.04 (0.09–0.20)	0.54 ± 0.29 (0.11–1.15)	0.22 ± 0.03 (0.14–0.26)	1.67 ± 1.16 (0.64–6.24)	30 ± 27 (8–85)	50 ± 22 (7–73)	20 ± 18 (8–63)
4) численность <i>E. huxleyi</i> = 0.78 ± 0.19 млн. кл. $\cdot \text{л}^{-1}$, n = 17							
155 ± 80 (84–340)	0.12 ± 0.04 (0.09–0.20)	0.54 ± 0.29 (0.11–1.15)	0.22 ± 0.03 (0.14–0.26)	1.55 ± 0.76 (0.49–3.35)	28 ± 27 (1–72)	60 ± 28 (22–89)	12 ± 11 (3–30)

Примечание: в таблице приведены средние значения параметров и стандартные отклонения, а также диапазоны изменчивости параметров (в скобках), n – количество станций

В первую и в четвертую группы включены все станции, где численность данной кокколитофориды была менее 1 млн. кл · л⁻¹. Во второй и третьей группах представлены данные для тех станций, на которых численность клеток этого вида была выше 1 млн. кл · л⁻¹. Как видно, в октябре на станциях, где численность *E. huxleyi* не достигала уровня “цветения” и составила в среднем 0.53 млн. кл · л⁻¹, доля диатомовых и динофитовых водорослей в биомассе нано- и микрофитопланктона изменялась в широком диапазоне, отражая большую пространственную неоднородность в распределении этих параметров. Однако их средние значения были одинаковы и составили по 41 %. Остальная биомасса создавалась преимущественно примнезиевыми, среди которых доминировала *E. huxleyi*. Здесь отмечены самые высокие средние концентрации биогенных веществ. Так, на фоне ярко выраженной неоднородности в их распределении в поверхностных водах среднее содержание нитратов составило 1.08 мкМ, аммония – 0.61 мкМ, фосфатов – 0.35 мкМ, кремния – 3.04 мкМ. Сопоставление содержания минеральных форм азота и фосфора в воде с константами полунасыщения для этих веществ, установленными ранее по скорости их поглощения фитопланктоном [1, 5], позволяет предположить, что в этих водах в октябре 2010 г. они, чаще всего, не лимитировали рост фитопланктона. Тогда как недостаток кремния, исходя из рассчитанного нами уравнения регрессии (3), в ряде случаев ограничивал рост фитопланктона. Но основная доля пространственной изменчивости удельной скорости роста фитопланктона в октябре 2010 г. определялась таксономической структурой фитопланктона, а точнее долей диатомовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона.

Известно, что самые высокие удельные скорости роста характерны для мелких форм диатомовых водорослей, тогда как самые низкие – для крупных видов динофитовых [11, 12]. Поэтому в период наших работ максимальные значения удельной скорости роста фитопланктона (2.23 – 2.47 сут⁻¹) отмечены на ст. 18 и 25, Морський екологічний журнал, № 2, Т. XII. 2013

где преобладали мелкие формы диатомовых, таких как *S. costatum*, *C. socialis* и *Thalassionema nitzschoides*. Тогда как на ст. 53 доминировали крупные динофитовые водоросли *Ceratium furca* и *Lingulodinium polyedrum*. В результате этого здесь удельная суточная скорость роста фитопланктона составила лишь 0.30 сут⁻¹ даже при достаточном количестве биогенных веществ. Вероятно, интенсивно растущие виды диатомовых водорослей, а возможно и некоторые динофитовые, могли оказывать подавляющее действие на рост исследуемой кокколитофориды. Это подтверждается результатами лабораторных экспериментов, которые показали, что прижизненные выделения интенсивно растущей диатомовой водоросли *Phaeodactylum tricornerutum*, содержащиеся в фильтрате данной культуры, добавленные в среду, где росла *E. huxleyi*, подавляли ее рост [26]. Кроме того, в октябре в зоне, где эта кокколитофориды не достигала уровня “цветения”, потребление фитопланктона микрозоопланктоном составляло в среднем 90 % от его роста, а в ряде случаев превышало 100 % (табл. 1). Это значит, что прирост биомассы и численности клеток фитопланктона, включая *E. huxleyi*, был ограничен выеданием.

На станциях, где численность *E. huxleyi* составила в среднем 2.17 млн. кл · л⁻¹, доля диатомовых и динофитовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона снизилась. При этом вклад примнезиевых увеличился в среднем до 33 % от суммарной биомассы нано- и микрофитопланктона, а на некоторых станциях составлял более половины общей биомассы фитопланктона. Здесь отношение между удельным выеданием фитопланктона микрозоопланктоном и удельным ростом фитопланктона было на порядок ниже, чем за его пределами, и составило в среднем 9 %. Иными словами, в зоне “цветения” *E. huxleyi* преобладали процессы роста фитопланктона, тогда как выедание было слабым. Однако условия для интенсивного роста были благоприятны не для всех водорослей. Судя по значениям удельной

скорости роста суммарного фитопланктона, этот показатель в зоне “цветения” кокколитофориды был невысоким и находился в основном в диапазоне от 0.2 до 0.6 сут⁻¹ (рис. 3, Г). Рост представленных в фитопланктоне диатомовых водорослей, вероятно, был ограничен недостатком растворенного кремния в воде. Здесь его среднее содержание составило 2.08 мкМ, максимальные значения лишь изредка превышали эту величину, а минимальные были около 0.6 – 0.7 мкМ. По данным, полученным в прибрежных водах Чёрного моря [9], а также в прибрежных водах центральной Калифорнии и у побережья Коста-Рики [18], концентрации силикатов, лимитирующие процесс роста фитопланктона и процесс их потребления фитопланктоном, находились в диапазоне от 0.75 до 2.93 мкМ, то есть сопоставимы с приводимыми выше значениями для осеннего периода 2010 г. Что касается динофитовых водорослей, то как было показано нами ранее [11], максимальные значения удельной скорости роста для них в 2 – 3 раза ниже, чем для диатомовых даже при одинаковом объеме клеток. Можно предположить, что в этих условиях преимущества для быстрого роста среди всех водорослей имела именно *E. huxleyi*. Обладая малыми линейными размерами (6 – 8 мкм), этот вид может расти с максимальной скоростью даже при очень низких концентрациях биогенных веществ в среде. Так, константа полунасыщения (K_s), определенная по скорости роста, для нитратов у данной кокколитофориды, выделенной из прибрежных вод, составила 0.1 мкМ [17]. По мнению некоторых авторов [23], именно нитраты необходимы в качестве источника азотного питания для успешного роста этой кокколитофориды. Тогда как установленное значение K_s по фосфатам для нее очень низкое и составило 0.001 мкМ [24]. Вполне возможно, что при низкой удельной скорости роста суммарного фитопланктона в зоне “цветения” *E. huxleyi* скорость ее роста могла достигать высоких значений. В пользу такого предположения служат результаты, полученные нами ранее в Севастопольской бухте. В июне и сентябре

2002 г. на завершающих стадиях весенне-летнего и осеннего развития диатомовых водорослей, которые создавали более 70 % биомассы фитопланктона, удельная скорость роста суммарного фитопланктона составляла 0.4 – 0.5 сут⁻¹. При этом удельная скорость роста данной кокколитофориды была почти в 3 раза выше [8].

В ноябре 2010 г. в исследованных водах западной части Чёрного моря удельная скорость роста фитопланктона была ниже, чем в октябре, а процесс выедания фитопланктона микрозоопланктоном усилился по сравнению с октябрём. В результате этого отношение удельного выедания фитопланктона микрозоопланктоном к удельному росту фитопланктона повысилось в среднем до 110 – 155 %, то есть преобладал процесс выедания, что вероятно, стало основной причиной завершения осеннего “цветения” *E. huxleyi*.

Выводы. 1. В октябре – ноябре 2010 г. в поверхностных водах западной части Чёрного моря удельная скорость роста фитопланктона и удельная скорость его потребления микрозоопланктоном изменялись приблизительно на порядок. Максимальные значения этих параметров наблюдались, как правило, в районах, где основную биомассу фитопланктона создавали диатомовые виды водорослей, минимальные величины отмечены в зонах преобладания динофитовых видов водорослей. **2.** Получено уравнение множественной регрессии, из которого следует, что основными факторами, определяющими пространственную изменчивость удельной скорости роста фитопланктона в октябре 2010 г. были относительная доля диатомовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона и концентрация растворенного кремния в воде. **3.** В октябре и ноябре 2010 г. в поверхностных водах западной части Чёрного моря наблюдалось “цветение” кокколитофориды *E. huxleyi*. Численность данного вида в зонах “цветения” составляла в среднем 2.17 и 2.06 млн. кл·л⁻¹ соответственно. **4.** В октябре в зоне интенсивного развития *E. huxleyi* удельное потребление фитопланктона микрозоопланкто-

ном было равно в среднем 9 % от удельной скорости роста фитопланктона. Слабое выедание фитопланктона микрозоопланктоном, вероятно, явилось важным фактором в развитии осеннего “цветения” этой кокколитофориды. В ноябре среднее значение отношения удельного

выедания фитопланктона микрозоопланктоном к удельному росту водорослей превысило 100 %, что явилось, по нашему мнению, одной из основных причин завершения “цветения” *E. huxleyi*.

1. Кривенко О. В. Динамика потребления неорганических соединений азота микропланктоном в Черном море: автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Севастополь, 2005. - 20 с.
2. Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов. - М.: ВНИРО, 1988. - 119 с.
3. Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон в Черном море и его количественное развитие // Тр. СБС АН СССР. - 1957. -9. - С. 3 - 13.
4. Парсонс Т. Р., Такахаши М., Харгрейв В. Биологическая океанография. - М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. - С. 89 - 91.
5. Пархоменко А. В. Поглощение фосфатов микропланктоном в эвфотической зоне Черного и Средиземного морей: автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Севастополь, 1988. - 17с.
6. Паутова Л.А., Микаэлян А. С., Силкин В. А. Структура планктонных фитоценов шельфовых вод северо-восточной части Черного моря в период массового развития *Emiliania huxleyi* в 2002 - 2005 гг. // Океанология. - 2007. - **47**, №3. - С. 408 - 417.
7. Сорокин Ю. И., Суханова И. Н., Коновалова Г. В. и др. Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана // Тр. ИО АН СССР. - 1975. - **102**. - С. 108 -122.
8. Стельмах Л. В., Губанов В. И., Бабич И. И. Сезонные изменения скорости роста и лимитирование фитопланктона питательными веществами в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя // Морск. экол. журн. - 2004. - **3**, № 4. - С. 55 - 73.
9. Стельмах Л. В., Куфтаркова Е. А., Бабич И. И. Сезонная изменчивость скорости роста фитопланктона в прибрежных водах Черного моря (район Севастополя) // Морской экологический журнал. - 2009. - **8**, № 1. - С. 67 - 80.
10. Стельмах Л. В., Сеничева М. И., Бабич И. И. Эколого-физиологические основы “цветения” воды “, вызываемого *Emiliania huxleyi* в Севастопольской бухте // Экология моря. - 2009. - Вып. 77. - С. 28 - 32.
11. Стельмах Л. В., Куфтаркова Е. А., Акимов А. И., Бабич И. И., Кожемяка А. Б. Использование переменной флуоресценции хлорофилла *in vivo* для оценки функционального состояния фитопланктона // Системы контроля окружающей среды. - 2010. - Вып. 13. - С. 263 - 268.
12. Финенко З.З., Ланская Л.А. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды //Экологическая физиология морских планктонных водорослей. - Киев: Наук. думка, 1971. - С.22 - 50.
13. Юнев О.А., Берсенева Г.П. Флюориметрический метод определения концентрации хлорофилла “а” и феофитина “а” в фитопланктоне // Гидро-биол. журн. - 1986. - **2**.- № 2. - С. 89 - 95.
14. Balch W. M., Holligan P. M., Ackleson S. G., Voss k. J. Biological and optical properties of mesoscale coccolithophore blooms in the Gulf of Maine // Limnol. Oceanogr. - 1991.- **36**. - P. 629-643.
15. Calbet A, Landry M.R. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems // Limnol. Oceanogr. - 2004.- **40**. - P. 51-57.
16. Calbet A. The trophic roles of microzooplankton in marine systems // ICES J. Mar. Sci. - 2008. - **65**. - P. 325-331.
17. Eppley R. W, Rogers J. N., McCarthy J. J. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. // Limnol. Oceanogr. - 1969. - **14**. - P. 912 - 920.
18. Frank V.M., Bruland K.W., Hutchins D.A., Brzezinski M.A. Iron and zinc effects on silicic acid and nitrate uptake kinetics in three high-nutrient, low-chlorophyll (HNLC) regions // Mar. Ecol. - 2003. - **252**. - P. 15 - 33.
19. Landry M. R., Hassett R. P. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton // Mar. Biol. - 1982. - **67**. - P. 283 - 288.
20. Oguz T., Merico A. Factors controlling the summer *Emiliania huxleyi* bloom in the Black Sea: A modeling study // Journal of Marine Systems. - 2006. - **59**. - P. 173 - 188.
21. Olson, M. B., Strom S. L. Phytoplankton growth, microzooplankton herbivory and community structure in the southeast Bering Sea: Insight into the formation and temporal persistence of an *Emiliania huxleyi* bloom // Deep-Sea Res. II. - 2002. - **49**. - P. 5969 - 5990.

22. Raitso D. E., Lavender S. J., Pradhan Y., Tyrrell T., Reid P. C., Edwards M. Coccolithophore bloom size variation in response to the regional environment of the subarctic North Atlantic // *Limnol. Oceanogr.* – 2006. – **51**. – P. 2122 – 2130.
23. Riegman R., Boer M., Domis L. S. Growth of harmful marine algae in multispecies cultures // *J. Plankton Res.* – 1996. – **18**. – P. 1851 – 1866.
24. Riegman R., Stolte W., Noordeloos A. M., Slezak D. Nutrient uptake and alkaline phosphatase (ec 3:1:3:1) activity of *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) during growth under n and p limitation in continuous cultures // *J. Phycol.* – 2000. – **36**. – P. 87 – 96.
25. Tyrrell, T., Merico, A. *Emiliania huxleyi*: bloom observations and the conditions that induce them. In: Thierstein, H.R., Youngs, J.R. (Eds.), *Coccolithophores - From Molecular Processes to Global Impact.* – Springer, 2004. – P. 75 – 97.
26. Vasconcelos M. T. S. D., Fernanda M., Leal C., van den Berg C.M.G. Influence of the nature of the exudates released by different marine algae on the growth, trace metal uptake and exudation of *Emiliania huxleyi* in natural seawater // *Marine Chemistry.* – 2002. – **77**. – P. 187 – 210.

Поступила 18 июня 2012 г.

После доработки 05 апреля 2013 г.

Швидкість зростання фітопланктону і його споживання мікрозоопланктоном в період осіннього “цвітіння” *Emiliania huxleyi* в західній частині Чорного моря. Л. В. Стельмах, Е. А. Куфтаркова, І. І. Бабіч. У роботі представлені результати досліджень, виконаних в західній частині Чорного моря у жовтні – листопаді 2010 р. в період 67-ї і 68-ї наукових експедицій на ндс “Професор Водяницький”. Для поверхневих вод моря виявлена велика просторова мінливість питомої швидкості росту фітопланктону і питомої швидкості його споживання мікрозоопланктоном, яка обумовлена, насамперед, неоднорідною таксономічною структурою фітопланктону. У поверхневих водах було зареєстровано осіннє “цвітіння” кокколитофори *Emiliania huxleyi*. Слабке виїдання фітопланктону мікрозоопланктоном стало однією з основних причин виникнення цього явища.

Ключові слова: фітопланктон, питома швидкість росту, швидкість споживання, хлорофіл *a*, поживні речовини, Чорне море

Phytoplankton growth rate and microzooplankton grazing during the autumn bloom of *Emiliania huxleyi* in the western Black Sea. L. V. Stelmakh, E. A. Kufarkova, I. I. Babich. The studies were carried out in the western part of the Black Sea in October – November 2010 during the 67 th and 68 th of scientific expeditions on the research vessel “Professor Vodyanitsky.” For surface waters of the sea large spatial variability of the specific phytoplankton growth rate and microzooplankton grazing was obtained. The dependence of these parameters on the taxonomic structure of the phytoplankton was revealed. The autumn bloom of *Emiliania huxleyi* was registered in surface waters. Weak microzooplankton grazing of phytoplankton has been one of the main causes of this phenomenon.

Key words: phytoplankton, specific growth rate, the rate of grazing, chlorophyll *a*, nutrients, Black Sea